ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 32, 6, 1998

УДК 576.895.122.1 : 595.122.1

СЕМЕЙСТВО TETRAONCHIDAE (MONOGENEA): СТРУКТУРА И ПОЛОЖЕНИЕ СРЕДИ МОНОГЕНЕЙ

© П. И. Герасев

На живом материале описана мышечная система прикрепительного диска *Tetraonchus monenteron*. Наши данные подтверждают и существенно дополняют результаты предыдущих исследователей. Показано, что веерообразные пластинки диска, связанные мышцами между собой и с дорсальными срединными крючьями, имеют важное значение для функционирования диска. Отталкиваясь от различий в морфологии хитиноидных структур (в частности, веерообразных пластинок) и специфичности тетраонхусов, предлагается восстановить разделение *Tetraonchus* на два рода. На основе литературных данных и оригинального анализа автор поддерживает мнение о включении сем. Tetraonchidae в отряд Dactylogyridea. Обсуждается вопрос об изначальном числе краевых и срединных крючьев в отряде Dactylogyridea.

Спасский и Ройтман (1958) по признаку отсутствие/наличие веерообразных дорсальных пластинок диска разделили род *Tetraonchus* Diesing, 1858 на два, оставив в типовом (*Tetraonchus*) виды с Esocidae и Thymallidae (без пластинок) и выделив в новый род (*Salmonchus*) виды с Salmonidae и Coregonidae, имеющие крупные дорсальные пластинки. Затем Стрелков (1963) понизил систематический ранг этих групп до подродового. В последующем Эргенс (Ergens, 1971a), обнаружив небольшие спинные пластинки у тетраонхусов с Esocidae и Thymallidae, закрыл разделение рода (Ergens, 1971b).

Некоторые особенности мышечного аппарата прикрепительного диска *Tetraonchus monenteron* (Wagener, 1857) рассматриваются в двух публикациях (Alarotu, 1944; Kearn, 1966). В первой из них были описаны мышцы, связывающие спинную и брюшную пары срединных крючьев. А вторая была посвящена анализу работы трехблочного механизма, усиливающего действие основной мышцы спинных срединных крючьев, отходящей от их внутреннего отростка и связывающий в единый аппарат обе пары срединных крючьев.

Однако авторы этих работ не учитывали наличия в диске веерообразных пластинок, в связи с чем функциональное значение последних осталось неизвестным.

Поэтому первой задачей настоящего исследования было определение функционального значения веерообразных пластинок диска тетраонхусов и проверка данных предыдущих исследователей по мышечной системе прикрепительного диска *T. monenteron*.

Отечественные исследователи (Гусев, Пугачев, 1985; Lebedev, 1988) в основном благодаря сочетанию 16 краевых крючьев с одиночным кишечным стволом рассматривают монотипичное сем. Tetraonchidae Bychowsky, 1934 в составе отряда Tetraonchidea Bychowsky, 1957. В то же время, согласно данным по хетатаксии и ресничным клеткам онкомирацидия (Lambert, 1980a), а также анализу строения спермиев (Justine, 1991), это семейство относится к отряду Dactylogyridea (Malmberg, 1990; Boeger, Kritsky, 1993), представители которого, однако, характеризуются наличием 14 краевых крючьев.

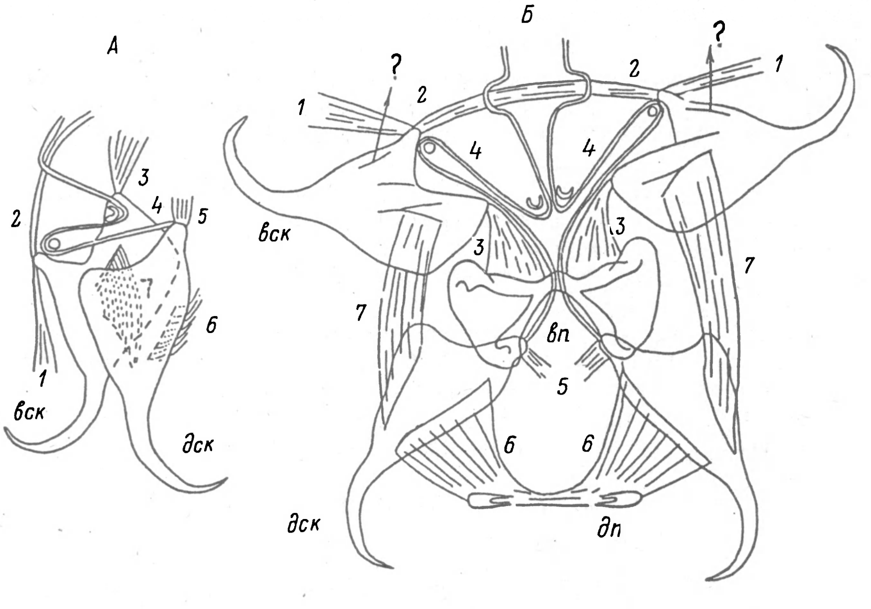
Второй задачей публикации является разрешение противоречия между числом краевых крючьев у дактилогирид и относимым к ним тетраонхидам, а также обсуждение вопроса об изначальном числе срединных и краевых крючьев у представителей отряда Dacrylogyridea.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в 1986—1988 гг. на базе стационара ЗИНа РАН, расположенного в д. Аннинское Себежского р-на Псковской обл. Для вскрытий использовались живые щуки, отловленные сетями. Под микроскопом с использованием фазово-контрастного устройства просматривались только живые, половозрелые экземпляры *T. monenteron*. В общей сложности от руки было сделано несколько сотен зарисовок отдельных групп мышц прикрепительного диска этого вида моногеней. Затем они были скомпонованы в единую схему.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По нашим данным (см. рисунок, *1*), от внутреннего отростка брюшных срединных крючьев в заднем направлении отходит мышца *1*, а сами отростки соединены мышцей *2*. От наружного отростка этих же крючьев в косокаудальном направлении к бабочковидной брюшной соединительной пластинке, расположенной между брюшных крючьев, отходит мышца *3*.



Мышечный аппарат срединных крючьев и пластинок прикрепительного диска *Tetraonchus monenteron*.

А — боковой вид диска с левой стороны; *Б* — вид на диск вдоль продольной оси тела (одинаковыми цифрами на обеих частях рисунка обозначены одинаковые мышцы); *1* — мышцы, отходящие от внутреннего отростка брюшных крючьев в каудальном направлении; *2* — мышца, связывающая внутренние отростки брюшных крючьев; *3* — мышцы, соединяющие наружные отростки брюшных крючьев с брюшной пластинкой; *4* — мышцы, отходящие от внутренних отростков спинных крючьев и проходящие через трехблочную систему диска; *5* — мышцы, отходящие от внутреннего отростка спинных крючьев в косо-переднем направлении; *6* — мышцы, связывающие внутренние гребни спинных крючьев с веерообразными пластинками; *7* — мышцы, соединяющие брюшные и спинные крючья; *вп* — вентральная пластинка; *вск* — вентральный срединный крючок; *дп* — дорсальная пластинка; *дск* — дорсальный срединный крючок.

The muscles apparatus of the anchors and bars of the haptor *Tetraonchus monenteron*.

Вторая пара срединных крючьев (спинная) расположена в диске латеральнее первой (брюшной) пары. От внутреннего отростка спинных крючьев отходит мышца *4*, направляющаяся к внутреннему отростку брюшных крючьев, где она огибает шарообразное образование. Затем, поворачивая обратно к спинной стороне диска, посредине, между внутренними отростками брюшных и спинных крючьев, она огибает скобкообразную структуру. В последующем мышца *4* огибает мышцу *2* и выходит из диска по вентральной стороне тела.

Мышца *5* отходит от внутреннего отростка спинной пары крючьев в косо-переднем направлении.

На боковых плоскостях срединных крючьев *T. monenteron* имеются невысокие «гребни», к которым прикрепляются мышечные волокна. От гребня, расположенного на внутренней поверхности спинных крючьев вдоль линии «внутренний отросток—острие», отходят многочисленные мышечные волокна (*6*), связывающие эти крючья с парой веерообразных пластинок. Последние также соединены между собой мышечным пучком.

Гребень на наружной плоскости брюшных крючьев связан мышечными пучками (*7*) с гребнем на внутренней плоскости спинных срединных крючьев.

Обе пары срединных крючьев направлены острием на разные стороны диска и расположены в нем под небольшим углом к продольной оси тела, что приводит к сближению их отростков. Вентральная соединительная пластинка, развернутая своей плоскостью перпендикулярно продольной оси тела, упирается своими концами в базальную часть брюшных крючьев.

Закрепление червя на жабрах происходит с помощью диска, располагающегося между жаберными (респираторными) складками II порядка (Kearn, 1987). При сокращении мышцы *4* происходит выдвижение из диска срединных крючьев брюшной пары. При этом отростки этих крючьев сближаются. Вследствие распорного давления на них бабочковидной пластинки, упирающейся в боковые внутренние грани брюшных крючьев, их острия расходятся в стороны, и они закрепляются распорным заякориванием (Герасев, 1986). Как уже отмечалось, спинные срединные крючья расположены в диске латеральнее брюшных и прилегают к ним. Поэтому при выдвижении из диска спинных крючьев их острия соответственно направляются навстречу друг к другу и действуют наподобие клещей, закрепляясь способом защемления (Герасев, 1986).

Положение 8 пар краевых крючьев личиночного типа в диске *T. monenteron* обычно строго определено (Kearn, 1966, fig. 1). При закреплении червя между респираторными складками эти крючья активно (иногда синхронно) выдвигаются из диска, совершая скребущие движения и, очевидно, способствуют наряду со срединными крючьями и секретом клейких желез закреплению червя.

ОБСУЖДЕНИЕ

Приведенное описание мышечной системы прикрепительного диска *T. monenteron* подтверждает данные Кирна (Kearn, 1966) о наличии у срединных крючьев этого вида трехблочной мышечной системы. Кирн описывает второй блок (скобкообразная структура, по нашим данным), закрепленным на внутреннем отростке спинных срединных крючьев. На живом материале этого наблюдать не удалось. Но мы считаем, что выявленное реконструкцией по сериям срезов прикрепление 2-го блока к спинному крючку (Kearn, 1966) является правильным и функционально логичным.

Алароту (Alarotu, 1944) описал мышцы, связывающие гребни срединных крючьев различных пар, что не удалось увидеть Кирну. Мы подтверждаем наличие таких мышечных пучков. Остальные мышцы диска, зарисованные этим автором, к сожалению, невозможно интерпретировать и сопоставить с данными Кирна и нашими материалами.

Таким образом, до наших исследований в диске *T. monenteron* была описана двойная связь двух пар срединных крючьев: с помощью пучков, соединяющих гребни крючьев (мышцы *7*), и трехблочная мускульная система (мышцы *4*). Обнаруженная нами мышечная связь спинной пары срединных крючьев с веерообразными пластинками, а также связь между последними, принципиально дополняют картину мышечного аппарата диска *T. monenteron*, описанную предыдущими исследователями.

Довольно сложно априорно судить о вкладе отдельных мышц в функционирование диска. Но ранее показано (Kearn, 1966), что у особей, закрепленных на жабрах с выдвинутыми из диска срединными крючьями, сближены отростки крючьев и оба блока, что свидетельствует о сокращении мышцы *4*. Более того, использование бабочковидной, вентральной пластинки в качестве распорки вентральных крючьев (Kearn, 1966) при выдвижении этих крючьев из диска и сближении их отростков должно приводить к развороту этих крючьев в стороны (распорное заякоривание), что можно наблюдать у живых червей, закрепляющихся на предложенном им кусочке жабры. И наоборот, при таком развороте, благодаря соприкосновению плоскостей срединных крючьев разных пар и наружному расположению спинных крючьев по отношению к брюшным (*1*), происходит сближение остриев спинных крючьев (закрепление защемлением). Значительному усилению подобного действия спинных крючьев, очевидно, способствует сокращение мышцы *6*, связывающей их через веерообразные пластинки в единую систему.

Таким образом, веерообразные пластинки имеют весьма существенное значение для функционирования диска *T. monenteron*. Ранее (Спасский, Ройтман, 1958) они были описаны у тетраонхусов с Salmonidae, у которых они относительно крупные по размеру, а в последующем и у большинства из известных к тому времени представителей рода (Ergens, 1971a), что в основном и предопределило отказ от разделения этих червей на 2 рода или подрода (Ergens, 1971b).

Однако описание этих пластинок не обошлось без недоразумений. Так, например, Дехтиар (Dechtiar, 1972, fig. 5, 11) у *T. loftusi* и *T. monenteron* за веерообразные пластинки, так как у этих видов они небольшие, принял скобкообразную структуру (2-й блок по Кирну). Хотя на его микрофотографиях у червей первого вида веерообразные пластинки и мышцы, связывающие их с дорсальной парой срединных крючьев, прослеживаются отчетливо. Дорсальные веерообразные пластинки у всех тетраонхид расположены между остриями срединных крючьев (Ergens, 1971b, fig. 1—4), а не спереди от их отростков, как второй блок. Более того, Дехтиаром была неправильно описана направленность острия разных пар срединных крючьев: вентральные крючья были приняты за спинные. Эту ошибку вслед за ним повторяет и Беверлей-Бартон (Beverley-Burton, 1984; p. 116).

С нашей точки зрения, объединение тетраонхусов в группы, во-первых, нужно начинать с признаков, связанных с половой системой (Герасев, 1989, 1990, Beverley-Burton, 1984). У *T. monenteron, T. borealis* и, возможно, *T. loftusi* поддерживающая часть копулятивного органа в той или иной степени обвивает трубку копулятивного органа. У тетраонхусов с лососевых и сиговых трубка копулятивного органа проходит через отверстие в поддерживающей части или просто прилегает к последней.

Во-вторых, первая группа тетраонхусов из трех видов отчетливо отличается от второй значительно более мелкими размерами веерообразных спинных пластинок и крупной вентральной соединительной пластинкой бабочковидной формы. Увеличение размеров веерообразных спинных пластинок у тетраонхусов с лососевых и сиговых, очевидно, существенно усиливает действие спинных срединных крючьев. А уменьшение размеров и упрощение формы вентральной пластинки, иногда сильно варьирующей в пределах вида, является, по-видимому, следствием усиления действия спинных крючьев.

И в-третьих, четкая приуроченность к разным хозяевам: для первой группы — это сем. Esocidae и Thymallidae, и для второй — Salmonidae и Coregonidae заканчивает ряд различий.

По мнению Стрелкова (1963, с. 132), «признак встречаемости лучше не включать в систематический диагноз, так как всегда возможны случаи нахождения сосальщиков на необычных хозяевах». Однако общеизвестна узкая и строгая специфичность большинства групп моногеней, что позволило Беверлей-Бартон (Beverley-Burton, 1984) использовать отряды и семейства хозяев в качестве таксономической характеристики родов и семейств моногеней, а Гусеву (1985, с. 136, 139) систематические группы хозяев в тезах определителя дактилогирусов.

Стрелков (1963) и вслед за ним Эргенс (Ergens, 1971b) указывают, что обе группы тетраонхусов имеют одинаковую морфологию (очевидно, имеется в виду одноветвистый кишечник — *П. Г.*) и число краевых крючьев. Но эти признаки характеризуют таксоны более высокого ранга чем род, что и позволило Быховскому выделить тетраонхусов в отдельное семейство.

В то же время мы согласны с мнением Эргенса (Ergens, 1971b) о том, что спинные веерообразные пластинки, более вероятно, являются склеротинизированными концами мышц, а не разделившейся на 2 части спинной пластинкой, гомологичной таковой у части других четырехкрючковых дактилогирид. Также новообразованием в диске тетраонхид можно считать первые 2 блока, через которые проходит мышца *4*.

Таким образом, предлагается восстановить разделение тетраонхусов на 2 рода, изменив диагнозы Спасского и Ройтмана (1958) на следующие.

Tetraonchus Diesing, 1850 in part — тетраонхиды с копулятивным органом, поддерживающая часть которого в той или иной степени обвивает трубку; с относительно небольшими веерообразными (спинными) пластинками и крупной бабочковидной вентральной пластинкой диска. Паразиты Esocidae и Thymallidae. Типовой вид — *Tetraonchus monenteron* (Wagener, 1857).

Salmonchus Spassky et Roytmann, 1958 — тетраонхиды с копулятивным органом, трубка которого проходит через «окно» в поддерживающей части или прилегает к ней; веерообразные (спинные) пластинки относительно крупные; вентральная пластинка небабочковидной формы, часто варьирующая в пределах вида, обычно балковидная, V- или Λ-образная. Паразиты Salmonidae и Coregonidae. Типовой вид — *Salmonchus skrjabini* Spassky et Roytmann, 1958.

Эволюционные изменения копулятивного органа и пластинок диска у тетраонхид можно представить следующим образом. Закрученность поддерживающей части вокруг трубки, уменьшающаяся среди представителей *Tetaonchus* Diesing, 1850 in part, у *Salmonchus* Spassky et Roytmann, 1958 трансформируется в поддерживающую часть с отверстием, через которое проходит трубка органа. В последующем трубка просто прилегает к поддерживающей части. Параллельно этому происходило увеличение размеров спинных пластинок и уменьшение (с упрощением формы) вентральной пластинки. Вторичность формы вентральной пластинки *Salmonchus* по отношению к бабочковидной пластинке *Tetraonchus* хорошо видна на рисунках, приведенных в «Определителе...» (Гусев, Пугачев, 1985, рис. 339—400).

Исследование хетатаксии, числа и расположения ресничных клеток у онкомирацидиев (Lambert, 1980a, 1980b) показало абсолютную идентичность этих двух признаков у *T. monenteron* и представителей отряда Dactylogyridea. Более того, спермиогенез у *T. monenteron* (Justine, 1991) соответствует таковому у представителей дактилогирид. Поэтому большинство зарубежных исследователей вслед за Ллевеллином (Llewellyn, 1970) помещают сем. Tetraonchidae в отряд Dactylogyridea. В отличие от них отечественные авторы (Гусев, Пугачев, 1985; Lebedev, 1988) по-прежнему оставляют тетраонхид в одноименном отряде. Последнюю точку зрения поддерживает наличие у тетраонхид 16 краевых крючьев в отличие от 14 крючьев у дактилогирид.

Однако у представителей сем. Dactylogyridae наряду с типичными 14 краевыми крючьями в диске имеется пара булавковидных структур, которые трактуются как или дополнительные связки краевых крючьев (Гусев, 1955), или рудименты срединных крючьев (Le Brun e. a., 1986; Kritsky, Boeger, 1989), или неразвитые краевые крючья (Герасев, 1981; Malmberg, 1990). В последнее время ряд авторов (Ogawa, 1986; Gelnar, 1989) описали действительно рудимент срединного крючка у представителей отряда Dactylogyridea, который отличается от неразвитых краевых крючьев. Гусев (1978, с. 130, рис. 7, В) описал рудимент срединного крючка у *Trianchoratus* sp., несколько похожим на булавковидную структуру (там же, рис. 7, *А*). Однако этот рудимент выглядит так, как его изобразил Гельнар (Gelnar, 1989), что подтверждается коллекционным материалом ЗИНа РАН. Внешний вид рудиментов срединных крючьев совпадает с зарисовками (Быховский, 1957; Гусев, 1955, и др.) закладывающихся срединных крючьев у дактилогирид.

Итак, морфология зачатков и рудиментов срединных крючьев у дактилогирид не соответствует таковой булавковидных структур (Герасев, 1981) и поэтому у представителей сем. Dactylogyridae нужно признать наличие 16 краевых крючьев, что снимает последнее препятствие для помещения 16-крючковых тетраонхид среди дактилогирид.

Ряд исследователей (Lambert, 1980a; Le Brun e. a., 1986; Kritsky, Boeger, 1989) считают исходным для отряда Dactylogyridea наличие 2 пар срединных и 14 краевых крючьев. Но, учитывая другие признаки (ресничные клетки, хетатаксию, спермиогенез), они помещают в этот отряд 16-крючковых тетраонхусов (Lambert, 1980b; Le Brun e. a., 1986; Justine, 1991), не придавая последнему признаку никакого значения. Хотя все, кроме Мальмберга (Malmberg, 1990), считают, что в эволюции моногеней и, в частности, дактилогирид имело место уменьшение, а не увеличение числа краевых крючьев.

Разрешению данного противоречия может способствовать анализ хитиноидных структур у представителей подсем. Anacanthorinae Price, 1967. У них нет срединных крючьев, но имеются 1—2 пары булавковидных структур. Ранее эти образования у анаканторин считались краевыми крючьями (Kritsky, Thatcher, 1974, 1976). В последующем (Kritsky, Boeger, 1989, p. 208) их стали называть «осколкоподобными» и для «скупости» допущений при построении кладограмм, а также под влиянием постулированного предположения о 4-крючковой исходности дактилогирид, приняли за рудименты срединных. Но описания булавковидных структур и препараты *Anacanthorus* spp., любезно высланные д-ром Д. С. Критски в Зоологический ин-т РАН (номера препаратов по коллекции ЗИНа РАН: 11898—11943) свидетельствуют о том, что это типичные рудименты краевых крючьев, что подтверждают и другие авторы (Ogawa, 1986, p. 184; Malmberg, 1990).

Таким образом, представители отряда Dactylogyridea могут иметь от 18 до 14 краевых крючьев и быть как без срединных крючьев, так и с 1 или 2 парами последних. Поэтому, во-первых, тетраонхиды с 16 краевыми крючьями и 2 парами срединных не выглядят в этом отряде искусственно привнесенной группой. А, во-вторых, за исходное число краевых крючьев в отряде можно принять 9 пар, часть из которых (1—2 пары) в последующем недоразвиваются и(или) утрачиваются, что вполне соответствует общепринятым взглядам (Быховский, 1957; Llewellyn, 1970; Boeger, Kritsky, 1993).

Показательно, что сначала для отряда Dactylogyridea в качестве плезиоморфии было постулировано наличие 14 краевых крючьев (Kritsky, Boeger, 1989). В последующем, при переносе в этот отряд 16-крючковых семейств, например Tetraonchidae и Amphibdellatidae, получивших ранг подотрядов, за исходное число было принято 16 краевых крючьев (Boeger, Kritsky, 1993).

По мнению многих исследователей, диск промоногеней был вооружен только краевыми крючьями (Быховский, 1957; Гусев, 1977; Герасев, 1995; Llewellyn, 1970; Lambert, 1980a; Malmberg, 1990, и мн. др.). В то же время дактилогириды часто признаются наиболее просто организованными представителями класса (Быховский, 1957; Гусев, 1978; Llewellyn, 1970). Характерно, что именно среди этих червей имеется значительное число родовых таксонов, для представителей которых срединные крючья не описаны: *Ananchohaptor* Mueller, 1938, *Acolpenteron* Fischthal et Allison, 1940, *Pseudacolpenteron* Bychowsky et Gussev, 1955, *Anacanthorus* Mizelle et Price, 1965, *Markewitschiana* Allamuratov et Koval, *Icelanchohaptor* Leiby et al., 1972, *Anacanthoroides* Kritsky et Thatcher, 1976, *Kritskyia* Kohn, 1990. Можно предположить, что для некоторых из них это явление первично (например, Anacanthorinae

Price, 1967), а для других (например, *Pseudacolpenteron ignotus*) оно несомненно вторично.

Мальмберг (Malmberg, 1990) показал, что у дактилогирид срединные крючья имеют различные места закладки, появляясь или непосредственно в диске или в «ножке» диска, т. е. в теле червя. Срединные крючья у представителей различных семейств и подсемейств отряда обладают разнообразной морфологией, не сводимой, по нашему мнению, к одному исходному типу. Различное число срединных крючьев (от их отсутствия до 2 пар) в отряде Dactylogyridea привело к его разделению на 3 надотряда (Malmberg, 1990). Эти факты заставляют предположить первичную природу отсутствия срединных крючьев у части дактилогирид (Герасев, 1995) и независимое их формирование в разных семействах, что перекликается с точкой зрения Гусева (1978, с. 137) о независимом параллельном происхождении некоторых таксонов дактилогирид. По крайней мере это мнение должно рассматриваться наравне с постулируемой для удобств паттерн-кладизма гипотезой о первичной 4-крючковости дактилогирид.

В заключение автор благодарит д-ра Грахама Кирна (G. Kearn) за совместное обсуждение плана строения мышечного аппарата диска *Tetraonchus monenteron* и д-ра Делано Критски (D. Kritsky) за предоставление в коллекцию ЗИНа РАН препаратов *Anacanthorus* spp.

Публикация поддержана грантом РФФИ (код № 97-04-48982).

Список литературы

Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л.: Наука, 1957. 509 с.

Герасев П. И. Мышечные системы прикрепительных дисков и механизм прикрепления некоторых дактилогирусов (Monogenea, Dactylogyridae) // Паразитол. сб. 1981; Т. 30. С. 190—205.

Герасев П. И. К ревизии рода Dactylogyrus Diesing, 1850 // X конф, Украин. о-ва паразитол. Ч. 1. Киев, 1986. С. 139.

Герасев П. И. Типы копулятивного органа и срединных крючьев у дактилогирусов (Monogenea), их филогенез и систематическое значение // Паразитол. сб. 1989. Т. 35. С. 174—193.

Герасев П. И. Принципы ревизии рода Dactylogyrus (Monogenea) // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 7. С. 17—24.

Герасев П. И. Анализ способов заражения моногенеями (Monogenea, Platyhelminthes) // Зоол. журн. 1995. С. 74, вып. 11. С. 23—31.

Гусев А. В. Моногенетические сосальщики реки Амур // Тр. ЗИН АН СССР. 1955. Т. 19. С. 173—399.

Гусев А. В. Некоторые спорные вопросы системы моногеней // Исследование моногеней в СССР. Л., 1977. С. 10—22.

Гусев А. В. Monogenoidea пресноводных рыб. Принципы систематики, анализ мировой фауны и ее эволюция // Паразитол. сб. 1978. Т. 28. С. 96—198.

Гусев А. В. Отряд Dactylogyridea // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР / под ред О. Н. Бауера. Т. 2. Л.: Наука, 1985. С. 15—251.

Гусев А. В., Пугачев О. Н. Отряд Tetraonchidea // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР / под ред. О. Н. Бауера. Т. 2. Л.: Наука, 1985. С. 253—268.

Спасский А. А., Ройтман В. А. Salmonchus skrjabini nov. gen., nov. sp. (Monogenoidea) — новый паразит лососевых рыб // Работы по гельминтол. К 80-летию акад. К. И. Скрябина. Т. 54. М., 1958. С. 354—359.

Стрелков Ю. А. О систематике рода Tetraonchus Diesing, 1850 // Изв. ГосНИОРХ. 1963. Т. 54. С. 130—136.

Alarotu H. Untersuchungen uber die an Fischen in Finnland lebenden monogenetischen Trematoden // Acta zool. fenn. 1944. Vol. 43. P. 1—52.

Beverley-Burton M. Monogenea and Turbellaria // Guide to the parasites of fishes of Canada. Part 1. Canadian special publication of fisheries and aquatic science. Eds. Margolis L., Kabata Z. 1984. Vol. 74. P. 1—209.

Boeger W. A., Kritsky D. C. Phylogeny and a revised classification of the Monogenoidea Bychowsky, 1937 (Platyhelminthes) // System. Parasitol. 1993. Vol. 26. P. 1—32.

Dechtiar A. O. Systematic status of Tetraonchus loftusi n. sp. (Monogenoidea: Tetraonchidae) and comparative studies of T. monenteron (Wagener, 1857) Diesing, 1858, and T. variabilis Mizelle and Webb, 1953 // Can. J. Zool. 1972. Vol. 50. P. 1489—1495.

Ergens R. The species of the genus Tetraonchus Diesing, 1858 (Monogenoidea) recovered from fishes of Mongolia // Folia Parasitol. 1971a. Vol. 18. P. 139—148.

Ergens R. Systematic problems of the family Tetraonchidae (Monogenoidea) // Folia Parasitol. 1971b. Vol. 18. P. 191—192.

Gelnar M. The morphology of Trianchoratus aecleithrium Price et Berry, 1966 (Dactylogyridae, Monogenea) from a new host Trichogaster trichopterus trichopterus (Pallas, 1777) // Folia Parasitol. 1989. Vol. 35. P. 7—11.

Justine J.-L. Cladistic study in the Monogenea (Platyhelminthes), based upon a parsimony analysis of spermiogenetic and spermatozoal ultrastructural characters // Inter. J. Parasitol. 1991. Vol. 21. P. 821—838.

Kearn G. C. The adhesive mechanism of the monogenean parasite Tetraonchus monenteron from the gills of the pike (Esox lucius) // Parasitol. 1966. Vol. 56. P. 505—510.

Kearn G. C. Locomotion in the gill—parasitic monogenean Tetraonchus monenteron // J. Parasitol. 1987. Vol. 73. P. 224—225.

Kritsky D. C., Boeger W. A. The phylogenetic status of the Ancyrocephalidae Bychowsky, 1937 (Monogenea: Dactylogyridea) // J. Parasitol. 1989. Vol. 75. P. 207—211.

Kritsky D. C., Thatcher V. E. Monogenetic trematodes (Monopisthocotylea: Dactylogyridae) from freshwater fishes of Colombia, South America // J. Helminthol. 1974. Vol. 48. P. 59—66.

Kritsky D. C., Thatcher V. E. New monogenetic trematodes from freshwater fishes of Western Colombia with the proposal of Anacanthoroides gen. n. (Dactylogyridea) // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1976. Vol. 43. P. 129—134.

Lambert A. Oncomiracidiums et phylogenese des Monogenea (Platyhelminthes). Premiere Partie: Developpement post-larvaire // Annal. Parasitol. Hum. Comp. 1980a. Vol. 55. P. 165—198.

Lambert A. Oncomiracidiums et phylogenese des Monogenea (Platyhelminthes). Deuxieme Partie: Structures argyrophiles des oncomiracidiums et phylogenese des Monogeneans // Annal. Parasitol. Hum. Comp. 1980b. Vol. 55. P. 281—326.

Lebedev B. I. Monogenea in the ligth of new evidence and their position among platyhelminths // Ang. Parasitol. 1988. Vol. 29. P. 149—167.

Le Brun N., Lambert A., Justine J.-L. Oncomiracidium, morphogenese du hapteur et ultrastructure du spermatozoide de Pseudodactylogyus anguillae (Yin et Sproston, 1948) Gussev, 1965 (Monogenea, Monopisthocotylea, Pseudodactylogyridae n. fam.) // Annal. Parasitol. Hum. Comp. 1986. Vol. 61. P. 273—284.

Llewellyn J. Monogenea. In: Technical reviews: taxonomy, genetics and evolution of parasites. Second International Congress of Parasitology // J. Parasitol. 1970. Vol. 56. Sect. II. Pt. 3. P. 493—504.

Malmberg G. On the ontogeny of the haptor and the evolution of the Monogenea // System. Parasitol. 1990. Vol. 17. P. 1—65.

Ogawa K. Pseudodactylogyroides gen. n. (Monogenea: Ancyrocephalidae, Pseudodactylogyrinae subf. n.), with a redescription of P. apogonis (Yamaguti, 1940) comb. n. // Zool. Sci. 1986. Vol. 3. P. 181—185.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 9.05.1998

THE FAMILY TETRAONCHIDAE (MONOGENEA): A STRUCTURE AND POSITION AMONG MONOGENEANS

P. I. Gerasev

Key words: Tetraonchus monenteron, Dactylogyroidea, muscles of haptor.

SUMMARY

The muscle fascicles of the haptor in *Tetraonchus monenteron* have been described. The muscle connection of the fan-shaped dorsal bars with dorsal anchors is shown. When these muscle fascicles

are contracted the dorsal anchors works as pincers. The division of tetraonchids into two genera based on types of copulatory organs, morphology of bars and haptor ans associations with different groups of fishes is restored. Different authors based on ciliated cells and chaetotaxy of the oncomiracidium and comparative spermiogenetic of *T. monenteron* include the tetraonchids with 16 marginal hooks into the order Dactylogyroidea. In the same time, based on the analysis of the onthogenesis of the dactylogyrid's haptor they postulate, that the haptor of these worms originally had 2 pairs of anchors and only 14 marginal hooks. The present paper contains data indicating that different representatives of the Dactylogyridea have 14—18 marginal hooks. Author put forwards a suggestion, that some group of dactylogyrids originally did not have the anchors.